

УДК 581.12

ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ РОСТА ЯЧМЕНЯ, ВЫРАЩИВАЕМОГО ПРИ РАЗНЫХ ТЕМПЕРАТУРЕ И ОБЕСПЕЧЕННОСТИ МИНЕРАЛЬНЫМ ПИТАНИЕМ, НА АКТИВНОСТЬ АЛЬТЕРНАТИВНОГО ПУТИ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ

Е.В. ГАРМАШ, Т.К. ГОЛОВКО

Учреждение Российской академии наук Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
e-mail: garmash@ib.komisc.ru

Изучали интенсивность дыхания и вовлечение альтернативного пути (АП) у быстро- и медленно растущих растений *Hordeum distichum* L. (сорт Андрей). Ячмень выращивали при температуре 13/8 °С и 21/17 °С (день/ночь) методом водной культуры, ежедневно добавляя минеральные элементы в экспоненциально возрастающих количествах, чтобы обеспечить заданную постоянную скорость роста (0,22 и 0,05 г/(г сухого вещества · сут). Наибольшую чувствительность к ингибитору АП — салицилгидроксамовой кислоте (SHAM) — проявляли растения, выращиваемые при 21/17 °С и хорошем снабжении минеральными элементами. Доля АП в дыхании корней этих растений была в 3 раза выше по сравнению с листьями. При ограничении роста недостатком тепла и (или) минеральных элементов дыхание ячменя не подавлялось SHAM, следовательно, осуществлялось без заметного участия АП. Не выявлена зависимость АП от содержания сахаров в биомассе растений. Показано, что скорость роста ячменя контролирует вовлечение энергетически малоэффективного АП.

Ключевые слова: *Hordeum distichum* L., температура, минеральное питание, альтернативное дыхание, углеводы, рост.

В ЭТЦ растительных митохондрий перенос электронов с пула убихинона возможен по цитохромному и альтернативному (цианидрезистентному) путям. Цитохромный путь (ЦП) является основным источником АТФ. Транспорт электронов по альтернативному пути (АП) минует два участка генерации мембранного потенциала, вследствие чего энергетическая эффективность дыхания снижается как минимум на 60 %.

Хотя цианидрезистентный путь дыхания был выявлен давно и найдены гены, кодирующие синтез белка альтернативной оксидазы (АОХ) [22], до сих пор продолжается дискуссия о механизмах регуляции и физиологической роли АП в нетермогенных тканях [4, 6, 8, 9, 22]. Современная модель основана на предположении о том, что вовлечение АП обеспечивает согласованное протекание этапов дыхания: гликолиза, ЦТК и транспорта электронов по ЦП [22]; поддержание окислительно-восстановительного баланса в ЭТЦ за счет более быстрого окисления НАДН [16]; препятствует накоплению активных форм кислорода (АФК) [15], особенно при стрессе [1, 8]. Это способствует реализации программы роста и развития растений в постоянно меняющихся условиях среды.

В литературе имеются сведения об участии АП в регуляции ростовых процессов. Клетки растений табака с генетически низким содержанием белка АОХ не росли при наличии антимицина — блокатора Q_{in} -центра комплекса III в ЭТЦ митохондрий [21]. Активность АП была выше в корнях быстрорастущих видов растений по сравнению с медленно растущими [16] и в молодых, развивающихся листьях по сравнению со зрелыми [4]. Вместе с тем стимуляцию АП и увеличение количества белка АОХ наблюдали при действии ограничивающих рост факторов — дефиците элементов минерального питания [14, 20] и низких плюсовых температурах [6, 8]. В других работах [4, 19] такие реакции не отмечены. Например, активность АП была существенно ниже у холодоустойчивых сортов кукурузы после воздействия низкой температуры по сравнению с чувствительными к холоду сортами [19].

Противоречивость имеющихся в литературе данных о вкладе и роли АП частично можно объяснить различиями в функциональном состоянии исследуемых растений, продолжительности и силе действия внешних факторов, устойчивости к ним растительного организма. При этом очень мало известно, какое значение для регуляции активности и соотношения дыхательных путей имеет процесс роста. Мы предположили, что вовлечение АП при варьировании условий выращивания растений в пределах физиологической нормы зависит от скорости роста.

Целью работы было изучение интенсивности дыхания и вклада АП у быстро- и медленно растущих растений ячменя. Скорость роста задавали уровнем минерального питания и модулировали условиями температурного режима в пределах температурного оптимума роста изучаемого сорта. Чтобы корректно исследовать регуляцию дыхания и интерпретировать эффекты роста на этот процесс, использовали модельные растения с разной, но постоянной относительной скоростью роста (R_G). Для этого растения выращивали согласно методике, предложенной Ингестадом и соавт., впоследствии обоснованной как теория «steady-state» (стационарного) роста [12, 13]. В стационарном состоянии распределение массы по органам, R_G органов и концентрация в них минеральных элементов остаются неизменными. Стационарный период соответствует экспоненциальному участку сигмоидной кривой роста. Применение методики исключает эффект убывающей и периодически возрастающей (например, при замене питательного раствора) концентрации минеральных веществ в среде. Это дает возможность добиться постоянства относительной скорости поглощения элементов как главного фактора стационарных условий [13], выявить закономерности роста и сопряженных с ним физиологических процессов не только при разном уровне минерального питания, но и при совместном действии других факторов [1, 2, 12].

Методика

Растения ярового ячменя (*Hordeum distichum* L.) холодоустойчивого сорта Андрей выращивали в климатической камере (ВКШ, Россия) по методу экспоненциальных добавок минеральных веществ [13], как подробно описано нами ранее [2]. Семена предварительно проращивали в термостате при 25 °С. У пятисуточных проростков отделяли зерновку и пересаживали в 25-литровые сосуды на полный раствор Кнопа для достижения оптимального минерального статуса. Каждый сосуд содержал 200 проростков. В этот, так называемый предростовой, период относи-

тельная скорость роста и содержание минеральных элементов в тканях были высокими [13]. Сосуды с проростками помещали в контролируемые условия климатической камеры: фотопериод — 16 ч, освещенность — 225 мкмоль/(м² · с), относительная влажность воздуха — 65 %. Исследовали два температурных режима выращивания: 13/8 °С и 21/17 °С (день/ночь).

Через 3 сут раствор Кнопа в сосудах меняли на деионизированную воду. Минеральные элементы вносили ежедневно, добавляя в сосуды с растениями определенное количество маточного питательного раствора, г/л: NH₄NO₃ — 106,2; HNO₃ — 1,6; KNO₃ — 37,2; KH₂PO₄ — 28,6; K₂SO₄ — 22,2; Ca(NO₃)₂ — 14,3; Mg(NO₃)₂ — 26,0; Fe₂(SO₄)₃ — 2,5; MnSO₄ — 0,55; H₃BO₃ — 0,57; CuCl₂ — 0,032; ZnSO₄ — 0,036; Na₂MoO₄ — 0,007 [13]. Маточный питательный раствор содержал все необходимые микро- и макроэлементы в массовых по отношению к азоту пропорциях [13]: N = 100, K = 65, P = 13, Ca = 7, Mg = 8,5, S = 9, Fe = 0,7, Mn = 0,4, B = 0,2, Zn = 0,06, Cu = 0,03, Cl = 0,03, Mo = 0,007, Na = 0,003.

Количество добавок по отношению к азоту рассчитывали по формуле [13]

$$(N_t - N_s) = N_s (e^{R_A(t - D_s)} - 1),$$

где N_s , N_t — количества азота в проростках соответственно на день D_s (день начала добавок питательного раствора) и день t ; $N_t - N_s$ — количество азота, добавляемое в день t вместе с другими минеральными элементами, для поддержания в течение экспоненциального периода роста относительной скорости роста (R_G), равной заданной (R_A).

Относительная скорость добавки (R_A , г/(г · сут)) по величине идентична R_G и отражает количество добавленных элементов (азота) в единицу времени по отношению к количеству содержащихся в растении элементов (азота). У 8-суточных проростков содержание N_s составляло в среднем 0,6 мг/растение. Для получения быстро- и медленно растущих растений использовали две скорости роста R_A : высокую — 0,22 и низкую — 0,05 г/(г · сут). Питательный раствор постоянно аэрировали, pH поддерживали в интервале 5,8—6,8.

Рост растений оценивали по накоплению массы и ее распределению между органами. Пробы (20—30 растений) отбирали через каждые 3—5 дней от начала эксперимента. Растительный материал высушивали до воздушно-сухого состояния при 70 °С. Относительную скорость роста растений и их органов (R_G г/(г · сут)) определяли по формуле

$$R_G = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1},$$

где W_1 , W_2 — массы растений или их органов соответственно в периоды времени t_1 , t_2 .

Определением R_G выявлено, что проростковой период (от прорастания семян до достижения проростками максимально высокого минерального статуса) длился около 8 сут, после чего скорость роста составляла 0,5 г/(г · сут). Продолжительность лаг-фазы, в течение которой проростки адаптировались к заданной R_A , в среднем равнялась 10 сут. Величина R_G стабилизировалась на уровне заданной R_A на 19-е сутки от прорастания [1, 2]. Это значит, что растения находились в стационарном состоянии.

Интенсивность темнового дыхания органов растений измеряли манометрическим методом при 20 °С. Пробы для опытов отбирали с 10—15 растений. Высечки из средней части листьев и корней разрезали поперек осевой линии на сегменты длиной 7—10 мм и помещали в манометрические сосуды по 250—300 мг свежего материала. Интенсивность дыхания выражали в микролитрах поглощенного O₂ на 1 г сухого вещества в 1 ч (мкл O₂/(г · ч)).

Для определения активности АП использовали специфический ингибитор альтернативной оксидазы — салицилгидроксамовую кислоту (SHAM, «Lancaster», США). Образцы листьев и корней инкубировали соответственно 30 и 20 мин в растворе SHAM концентрацией 25 мМ с рН 6,5. Концентрацию ингибитора и длительность инкубации подбирали в предварительном эксперименте, используя метод «прямого титрования» с возрастающими концентрациями SHAM до стабилизации скорости поглощения O₂. Обработанные ингибитором образцы помещали в манометрические сосуды и добавляли по 2,5 мл раствора SHAM. Контрольные пробы инкубировали в воде. Показания манометров регистрировали через каждые 15 мин в течение 1 ч. АП оценивали по разности между дыханием контрольных и инкубированных в растворе SHAM образцов.

Содержание растворимых углеводов определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии.

В статье использованы данные трех серий экспериментов. На рисунках и в таблицах приведены средние величины со стандартной погрешностью. Стандартные погрешности производных величин находили как относительные погрешности функций нескольких переменных. Достоверность различий сравниваемых величин оценивали по *t*-критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

В работах Ингстад и соавт. [12, 13] доказано, что растения находятся в стационарном состоянии, если относительной скорости роста R_G соответствует относительная скорость добавки и поглощения минеральных элементов. При температуре 21/17 °С выращивание растений с регулируемой скоростью добавки питательных элементов обеспечивало экспоненциальный рост с заданной относительной скоростью (таблица). При пониженной температуре (13/8 °С) R_G растений на высоком уровне минерального питания была почти вдвое ниже заданной величины. Как и ожидалось, дефицит минерального питания сказывался на росте ячменя сильнее, чем температурный режим выращивания. Достоверное снижение скорости роста под влиянием температуры отмечали только у хорошо снабжаемых минеральным питанием растений, тогда как ограничение скорости добавки минеральных элементов приводило к подавлению R_G растений при обоих температурных режимах выращивания (см. таблицу). Это понятно, поскольку нами были выбраны температурные режимы культивирования, близкие к ограничивающим зону температурного оптимума роста [5], в которой эффективность включения углерода в структурную биомассу целого растения максимальна [11]. Следует также отметить, что при температуре 21/17 °С и низком уровне питания проявлялась вариабельность растений в отношении способности поддерживать заданную скорость роста корней. По-видимому, это связано с индивидуальными различиями в активации систем поглощения ионов.

ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ РОСТА

Относительная скорость роста (R_G) и содержание растворимых углеводов в растениях ячменя, выращенных при заданной добавке минеральных элементов (R_A) и различных температурных режимах (день/ночь) в период стационарного роста

Показатель	R_A 0,22 г/(г · сут)		R_A 0,05 г/(г · сут)	
	21/17 °С	13/8 °С	21/17 °С	13/8 °С
R_G , г/(г · сут)				
целое растение	0,19±0,03	0,11±0,02**	0,06±0,03*	0,04±0,01
побеги	0,19±0,02	0,13±0,02**	0,07±0,01*	0,04±0,01
корни	0,18±0,02	0,08±0,02**	0,04±0,02*	0,05±0,01
Содержание углеводов, мг/г				
листья	60,9±2,8	85,5±2,9**	66,8±1,8	134,5±7,6**
корни	29,1±1,2	46,4±2,3**	17,6±2,9*	60,9±7,9**

П р и м е ч а н и е. Представлены среднеарифметические величины и их стандартные ошибки. Для R_G $n = 30$, для данных по содержанию углеводов $n = 3$. Здесь и на рис. 1: *Отличия от растений, выращенных при высокой R_A (0,22 г/(г · сут)), достоверны при $p \leq 0,05$. **Отличия от растений, выращенных при температурном режиме 21/17 °С, достоверны при $p \leq 0,05$.

Листья и корни ячменя характеризовались сопоставимыми величинами скорости поглощения O_2 (рис. 1), что свойственно растениям, выращиваемым в водной культуре [1, 2, 10].

Существенной разницы в дыхании органов растений дефицитных и хорошо обеспеченных минеральными элементами не обнаружено, за исключением листьев растений, выращиваемых при 21/17 °С (см. рис. 1). При данном температурном режиме под воздействием низкого уровня минерального питания интенсивность дыхания листьев снижалась, тогда как скорость поглощения O_2 в корнях не изменялась. Это может быть связано с увеличением энергетических затрат на поглощение необходимых для роста минеральных элементов. Показано, что в условиях дефицита питания в корнях растений экспрессируются гены белков высокоаффинных переносчиков ионов [17].

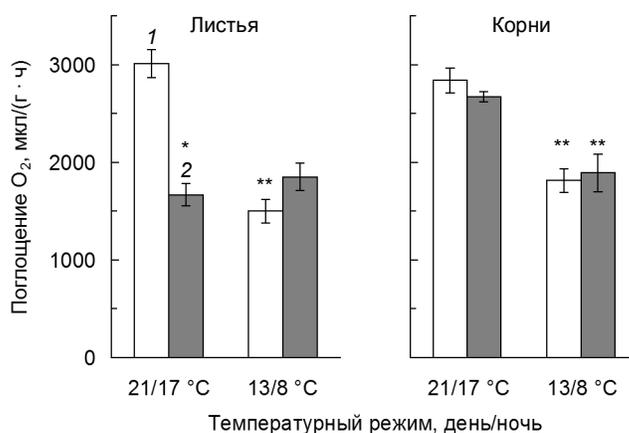


Рис. 1. Дыхание растений ячменя в зависимости от их обеспеченности минеральным питанием (R_A) при разных температурных режимах (день/ночь) в период стационарного роста. Здесь и на рис. 2:

1 — $R_A = 0,22$ г/(г · сут); 2 — $R_A = 0,05$ г/(г · сут). Представлены среднеарифметические величины измерений, выполненных для пробы, содержащей 10–15 растений, $n = 6...8$

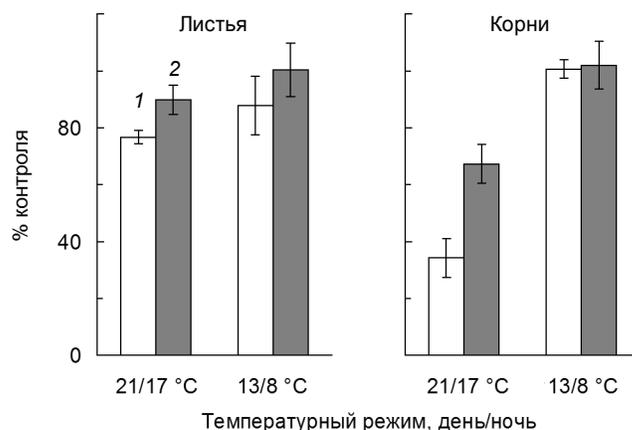


Рис. 2. Дыхание растений ячменя в присутствии ингибитора альтернативной оксидазы — салицилгидроксамовой кислоты в период стационарного роста (% контроля)

Результаты наших опытов подтвердили различную чувствительность процесса поглощения O_2 к SHAM у молодых растений ячменя, рост которых был адаптирован к низкому и высокому уровням минерального питания при двух температурных режимах (рис. 2). Вклад АП был наибольшим в корнях растений. Это согласуется с имеющимися в литературе сведениями о том, что АП в корнях активнее, чем в побегах [7]. Сравнительно низкая чувствительность дыхания листьев к ингибитору АОХ может отражать более высокую потребность этих органов в АТФ для формирования и поддержания фотосинтетического аппарата [3, 7].

Выявлена более высокая чувствительность дыхания к ингибитору АП быстрорастущих растений и их органов, особенно корней. Множество экспериментальных данных свидетельствует о тесной связи общего дыхания с ростом [3], но сведения о влиянии скорости роста на соотношение дыхательных путей единичны [16]. В работе Головкин, Пыстиной [4] указано на активацию АП у молодых растений, что, по мнению авторов, способствует поддержанию высокой скорости ЦТК, поставляющего метаболиты для биосинтеза *de novo*. В опытах с растениями ячменя в их корнях поддерживалась высокая скорость роста при 21/17 °C и хорошем снабжении минеральными элементами (см. таблицу). Ранее нами показано, что поступление субстрата в корни быстрорастущих растений ячменя более чем в 2 раза выше, чем медленно растущих [2]. Другие авторы считают, что АП является скорее компонентом дыхания поддержания, нежели роста [9, 18]. С этим можно согласиться, если принять во внимание тот факт, что усиленное дыхание молодых, интенсивно растущих растений повышает опасность накопления АФК в митохондриях [15, 16]. Показано, что вовлечение АП при высокой скорости роста корней предотвращает нарушение про-/антиоксидантного равновесия клетки и дает возможность ЦТК активно функционировать [16].

Считается, что изменение соотношения дыхательных путей способствует лучшей адаптации растений к условиям среды. Вопрос об активации АП при пониженной температуре остается дискуссионным [4, 6, 8, 19]. В нашем эксперименте растения ячменя, выращиваемые в условиях хорошего питания при более низкой температуре, не достигали заданной скорости роста и накапливали в листьях и корнях неиспользованные на рост ассимиляты (углеводы) (см. таблицу). Дыхание органов этих расте-

ний было менее интенсивным по сравнению с быстрорастущими растениями (см. рис. 1) и не проявляло чувствительности к ингибитору АOX (см. рис. 2). Следовательно, дыхание осуществлялось без заметного участия АП. Можно полагать, что отсутствие чувствительности к ингибитору АOX у холодостойкого сорта ячменя, выращиваемого при более низкой (но в пределах температурного оптимума роста) температуре, обусловлено необходимостью сохранения максимальной энергетической эффективности дыхания для поддержания процессов жизнедеятельности. Это согласуется с современными представлениями о том, что регуляция энергетического метаболизма клетки направлена на избежание вовлечения АП [18].

В литературе неоднократно отмечалась связь АП с содержанием сахаров [14, 20]. В нашем эксперименте быстрорастущие растения ячменя ассимилировали в 5 раз больше углерода, чем растения с низкой заданной скоростью роста [2]. При температурном режиме 21/17 °С корни быстрорастущих растений имели более высокую долю АП в дыхании (см. рис. 2) и содержали в 1,7 раза больше растворимых углеводов, чем корни медленно растущих растений (см. таблицу). Косвенно это может свидетельствовать об участии АП в поддержании баланса между углеводным метаболизмом и скоростью транспорта электронов и не противоречит представлениям о том, что характер связи дыхания с углеводами определяется ростом [3].

При температурном режиме 13/8 °С скорость дыхания и его чувствительность к SHAM в корнях и листьях растений ячменя (см. рис. 1, 2) уменьшались на фоне накопления растворимых углеводов (см. таблицу). Следовательно, активность АП не связана с избытком сахаров, а скорее определяется скоростью роста растений.

Таким образом, скорость дыхания и подавление дыхания при наличии специфического ингибитора оксидазы АП были наибольшими в корнях и листьях быстрорастущих растений. Торможение роста при дефиците минеральных элементов и снижении температуры приводило к подавлению дыхания и его чувствительности к ингибитору АП. При температурном режиме 21/17 °С корни быстрорастущих растений отличались активным АП и содержали в 1,7 раза больше растворимых углеводов, чем корни медленно растущих растений. При пониженных температурах скорость дыхания и его чувствительность к SHAM в корнях и листьях растений уменьшались на фоне накопления растворимых углеводов. Полученные данные подтвердили, что вовлечение энергетически малоэффективного альтернативного пути дыхания в зависимости от изменения условий выращивания в пределах физиологической нормы контролируется скоростью роста растений, а не их углеводным статусом. Наши результаты согласуются с представлениями о том, что активация АП в благоприятных для поддержания высокой скорости роста условиях обеспечивает баланс энергетических и метаболических функций дыхания, защищает митохондрии и клетки от образования избыточного количества АФК.

Авторы признательны О.А. Семихатовой за ценные замечания при обсуждении работы, М.Д. Сивкову за техническое содействие при проведении экспериментов.

1. Гармаш Е.В., Головки Т.К. Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиология растений. — 2009. — **56**, № 3. — С. 382—387.
2. Гармаш Е.В. Зависимость роста растений ячменя от уровня минерального питания контролируется температурным режимом // Там же. — 2005. — **52**, № 3. — С. 384—391.
3. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). — СПб.: Наука, 1999. — 204 с.
4. Головки Т.К., Пыстина Н.В. Альтернативный путь дыхания в листьях *Rhodiola rosea* L. и *Ajuga reptans* L.: возможная физиологическая роль // Физиология растений. — 2001. — **48**, № 6. — С. 846—853.
5. Головки Т.К., Родина Н.А., Куренкова С.В., Табаленкова Г.Н. Ячмень на Севере (селекционно-генетические и физиолого-биохимические основы продуктивности). — Екатеринбург: УрО РАН, 2004. — 186 с.
6. Кравець В.С. Особливості метаболізму злаків при дії низьких температур на рослини: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Чернівці, 1999. — 34 с.
7. Day D.A., De Vos O.S., Wilson D., Lambers H. Regulation of respiration in the leaves and roots of two *Lolium perenne* populations with contrasting mature leaf respiration rates and crop yield // Plant Physiol. — 1985. — **78**, N 4. — P. 678—683.
8. Fiorani F., Umbach A.L., Siedow J.N. The alternative oxidase of plant mitochondria is involved in the acclimation of shoot growth at low temperature. A study of arabidopsis *AOX1a* transgenic plants // Ibid. — 2005. — **139**, N 4. — P. 1795—1805.
9. Florez-Sarasa I.D., Bouma T.J., Medrano H. et al. Contribution of the cytochrome and alternative pathways to growth respiration and maintenance respiration in *Arabidopsis thaliana* // Physiol. Plant. — 2007. — **129**, N 1. — P. 143—151.
10. Golovko T., Garmash E. Root respiration and ion uptake // Proceedings of the 6th Symp. of the Intern. Society of Root Research (Nagoya, Japan, November 11—15, 2001). — 2001. — **10**, Extra N 1. — P. 78—79.
11. Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R. et al. The relation between plant growth and respiration: a thermodynamic model // Planta. — 1994. — **194**, N 1. — P. 77—85.
12. Ingestad T., Ågren G.I. Plant nutrition and growth. Basic principles // Plant Soil. — 1995. — **168—169**, N 1. — P. 15—20.
13. Ingestad T., Lund A.-B. Theory and techniques for steady state mineral nutrition and growth of plants // Scand. J. For. Res. — 1986. — **1**, N 1—4. — P. 439—453.
14. Lambers H., Posthumus F., Stulen I. et al. Energy metabolism of *Plantago lanceolata* as dependent on the supply of mineral nutrients // Physiol. Plant. — 1981. — **51**, N 1. — P. 85—92.
15. Maxwell D.P., Wang Y., McIntosh L. The alternative oxidase lowers mitochondrial reactive oxygen production in plant cells // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1999. — **96**, N 14. — P. 8271—8276.
16. Millenaar F.F., Gonzalez-Meler M.A., Fiorani F. et al. Regulation of alternative oxidase activity in six wild monocotyledonous species. An in vivo study at the whole root level // Plant Physiol. — 2001. — **126**, N 1. — P. 376—387.
17. Miller A.J., Fan X., Orsel M. et al. Nitrate transport and signalling // J. Exp. Bot. — 2007. — **58**, N 9. — P. 2297—2306.
18. Priault P., Vidal G., De Paepe R., Ribas-Carbo M. Leaf age-related changes in respiratory pathways are dependent on complex I activity in *Nicotiana sylvestris* // Physiol. Plant. — 2007. — **129**, N 1. — P. 152—162.
19. Ribas-Carbo M., Aroca R., Gonzalez-Meler M.A. et al. The electron partitioning between the cytochrome and alternative respiratory pathways during chilling recovery in two cultivars of maize differing in chilling sensitivity // Plant Physiol. — 2000. — **122**, N 1. — P. 199—204.
20. Sieger S.M., Kristensen B.K., Robson C.A. et al. The role of alternative oxidase in modulating carbon use efficiency and growth during macronutrient stress in tobacco cells // J. Exp. Bot. — 2005. — **56**, N 416. — P. 1499—1515.
21. Vanlerberghe G.C., Vanlerberghe A.E., McIntosh L. Molecular genetic evidence of the ability of alternative oxidase to support respiratory carbon metabolism // Plant Physiol. — 1997. — **113**, N 2. — P. 657—661.
22. Vanlerberghe G.C., McIntosh L. Alternative oxidase: from gene to function // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1997. — **48**. — P. 703—734.

Получено 15.01.2010

ВПЛИВ ШВИДКОСТІ РОСТУ ЯЧМЕНЮ, ВИРОЩУВАНОВОГО ЗА РІЗНИХ
ТЕМПЕРАТУРИ І ЗАБЕЗПЕЧЕНОСТІ МІНЕРАЛЬНИМ ЖИВЛЕННЯМ, НА
АКТИВНІСТЬ АЛЬТЕРНАТИВНОГО ШЛЯХУ ДИХАННЯ РОСЛИН

О.В. Гармаш, Т.К. Головки

Установа Російської академії наук Інститут біології Кومی наукового центру Уральського відділення РАН, Сиктивкар

Вивчали активність дихання і залучення альтернативного шляху (АШ) у швидко- й повільно-рослих рослин *Hordeum distichum* L. (сорт Андрей). Ячмінь вирощували за температури 13/8 °C і 21/17 °C (день/ніч) методом водяної культури зі щоденним додаванням мінеральних елементів у експоненційно зростаючих кількостях, щоб забезпечити задану сталу швидкість росту (0,22 і 0,05 г/(г сухої речовини · доба)). Найчутливішими до інгібітора АШ — саліцилгідроксамової кислоти (SHAM) — були рослини, вирощувані за 21/17 °C і доброго постачання мінеральними елементами. Частка АШ у диханні коренів цих рослин була в 3 рази вищою порівняно з листками. За обмеження росту нестачею тепла й (або) мінеральних елементів дихання ячменю не пригнічувалось SHAM, отже, здійснювалось без помітної участі АШ. Не виявлено залежності АШ від вмісту цукрів у біомасі рослин. Показано, що швидкість росту ячменю контролює залучення енергетично малоефективного АШ.

EFFECT OF GROWTH RATE OF BARLEY PLANTS GROWN AT DIFFERENT
TEMPERATURES AND MINERAL NUTRITION LEVELS ON ALTERNATIVE
RESPIRATORY PATHWAY ACTIVITY

E.V. Garmash, T.K. Golovko

Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Division, Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, 167982, Russia

Respiration and engagement of alternative respiratory pathway (AP) in fast (FG) and slow growing (SG) barley (*Hordeum distichum* L., cv. Andrey) plants was studied. Plants were grown hydroponically in a controlled environment growth chamber at 13/8 °C and 21/17 °C day/night temperatures. Two relative addition rates of nutrients were used — 0.20 and 0.05 g/(g · day). Respiration of FG plants grown at 21/17 °C was highly sensitive to AP inhibitor — salicylhydroxamic acid (SHAM). The relative proportion of respiration passing through AP in the plant roots was three times higher than in leaves. Under the growth limited conditions — at 13/8 °C temperature and/or at low mineral nutrition level, the plant respiration was not inhibited in the presence of SHAM and, therefore the respiration is thought to functioning without pronounced participation of AP. There was no dependence of AP on sugar content in plants. Our results suggest that growth rate of plants controls the energetically wasteful AP engagement.

Key words: *Hordeum distichum* L., temperature, mineral nutrition, alternative respiration, carbohydrates, growth.